

УДК 595.121

ХОБОТКОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ДВУХ ЦЕСТОД СЕМЕЙСТВА DILEPIDIDAE

© Н. А. Поспехова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан
Поступила 16.01.2007

Изучено тонкое строение желез хоботкового аппарата у 2 дилепидид, различающихся степенью развития хоботка. Секреторные продукты железы хоботка и хоботкового влагалища *Dichoanotaenia clavigera* имеют различную морфологию, а также места и способы выведения. У *Platyscolex ciliata* обнаружены морфологические различия секрета железы хоботкового влагалища в местах синтеза и выведения. Обсуждаются возможные причины появления морфологически различных типов секрета в хоботковых железах цестод.

Цестоды сем. Dilepididae являются широко распространенными паразитами птиц (Матевосян, 1963; Спасская, Спасский, 1971), что справедливо и для северо-востока России (Томиловская, 1979). Однако тонкая морфология и строение хоботковых желез изучены у представителей этого семейства очень слабо. Кроме нашей работы с описанием хоботковой железы *Dilepis undula* из дрозда Науманна (Поспехова и др., 1988), нам известны лишь 2 статьи, причем в более ранней (Kupergman, Davidov, 1982) приведены фрагментарные сведения о строении хоботковой железы цестоды *Choanotaenia porosa* (распространенный паразит чаек), а во второй статье дается подробное описание желез у представителей 3 видов дилепидид из краснозобика и ласточки-береговушки (Stoitsova et al., 1997). Следовательно, из всего многообразия дилепидид более или менее подробно изучена морфология лишь у представителей 5 видов.

Существует мнение, что у цестод железы покровного происхождения выполняют функцию защиты от иммунных реакций хозяина (Давыдов, Микряков, 1986, 1988). Поэтому небезосновательным будет предположение о возможной взаимосвязи степени развития хоботковой железы и органов фиксации, главным образом вооруженных органов фиксации, поскольку именно их повреждающее действие в наибольшей степени может провоцировать развитие защитных реакций хозяина.

В данной работе мы рассматриваем строение хоботковых желез у 2 дилепидид, различающихся по степени развития хоботка. Цестода *Platyscolex ciliata* (Furmann, 1913) Spasskaja, 1962, широко распространенный паразит утиных птиц, имеет рудиментарный хоботок, тогда как у паразита куликов *Dichoanotaenia clavigera* (Krabbe, 1896) он хорошо развит и вооружен крючьями. Названия составляющих сложного хоботкового аппарата даются в соответствии с терминологией Спасского (1986).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Цестоды *P. ciliata* и *D. clavigera* были получены при вскрытии естественно инвазированных птиц — шилохвости (*Anas acuta*) и чернозобика (*Calidris alpina*), добытых в окрестностях Чаунского биологического стационара (северо-западная Чукотка). Для фиксации брали сколексы живых, половозрелых цестод.

Фиксацию проводили 4%-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH = 7.2) в течение 2 ч. Фиксированный материал отмывали в растворе сахарозы, дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе OsO₄ в течение 12 ч, окрашивали в 1.5%-ном растворе уранилацетата и после обезвоживания заключали в смесь ЭПОН-аралдит. Срезы, полученные на ультрамикротоме LKB, докрашивали уранилацетатом, контрастировали свинцом по Рейнольдсу и исследовали в электронных микроскопах BS-500 фирмы «Tesla» и JEM-100C.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Dichoanotaenia clavigera. Сколекс этих цестод имеет небольшие размеры (диаметр около 0.3 мм), присоски около 0.1 мм в диам. Хоботок удлинённый, вооружен 22—24 крючьями диорхоидного типа (Гинецинская, Наумов, 1958).

Хоботковое влагалище *D. clavigera* простирается за нижний край присосок. Мускульные стенки его состоят из 2 слоев — внешнего продольного и внутреннего кольцевого, разделенных соединительнотканной пластинкой. В хоботковом влагалище располагаются крупные каналы экскреторной системы, парный нервный ганглий, дающий отростки к ганглию собственно хоботка, мускулы-ретракторы хоботка и железистый синцитий, который занимает основной объем хоботкового влагалища (рис. 1, а).

Передняя часть железистого синцития, состоящая преимущественно из отростков, располагается вокруг втянутого хоботка. Отростки длинные и тонкие, заполненные секретом. В базальной части железы перикарионы и отростки имеют значительные размеры. По периферии синцития располагаются участки с плотной цитоплазмой, содержащей липидные капли.

Ядра во всех частях железы содержат многочисленные глыбки гетерохроматина, рассеянного в кариоплазме или сосредоточенного у ядерной оболочки, ядрышки обычно рыхлые. В цитоплазме перикарионов рассеяны многочисленные каналы ЭПР и зоны Гольджи.

Секреторный продукт, который формируется в зонах Гольджи (рис. 1, б), представляет собой светлые вакуоли с разреженным содержимым. Характер содержимого вакуолей определить достаточно трудно: при большом увеличении в нем просматривается подобие фибриллярной ячеистой или сетчатой структуры с уплотнениями в узлах. На среднем увеличении (10—15 тыс.) фибриллы менее заметны и содержимое вакуолей выглядит, скорее, гранулярным. В дальнейшем будем называть этот тип секрета секреторными вакуолями, либо вакуолями с фибриллярным содержимым. Содержимое секреторных вакуолей распределено неравномерно, но достаточно однообразно: центральная часть имеет наименьшую плотность содержимого, тогда как к периферии плотность повышается. Уже на некотором удалении от зон Гольджи секрет имеет значительные размеры — до 700 нм в длину.

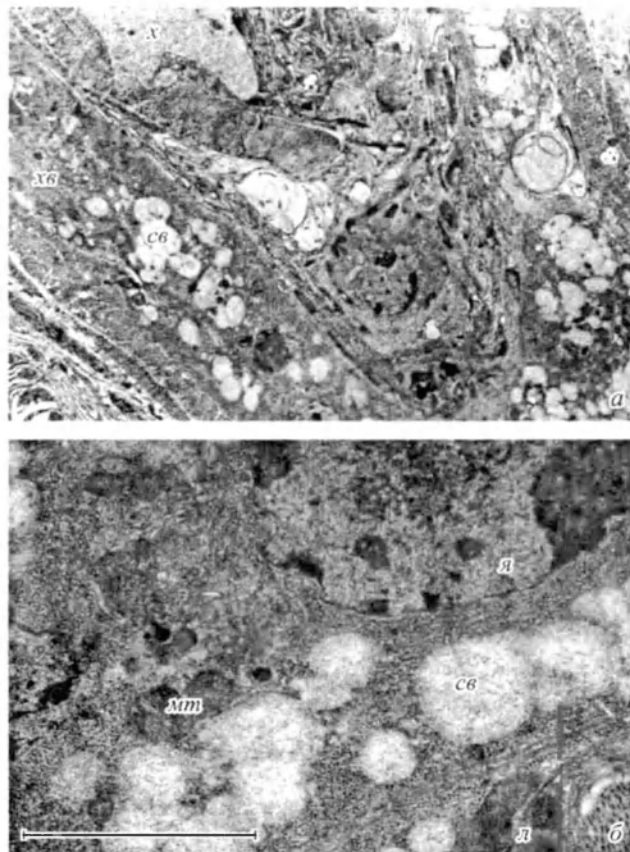


Рис. 1. Железа хоботкового влагалища *D. clavigera*.

a — общий вид, *б* — фрагмент. *л* — липиды, *мт* — митохондрии, *св* — секреторные вакуоли, *х* — хоботок, *хв* — хоботковое влагалище, *я* — ядро. Масштабные линейки — 1 мкм.

Fig. 1. Gland of the rostellar sheath of *Dichoanotaenia clavigera*.

Постоянно наблюдается слипание или слияние расположенных рядом секреторных вакуолей, в результате чего формируются удлиненные четковидные образования, внутри которых сгущения гранулярного материала указывают прежние границы индивидуальных вакуолей (рис. 2, *a*).

Выведение секрета осуществляется с поверхности пробоскуса, которая при втянутом хоботке образует стенки ретракционного канала. Дистальная цитоплазма тегумента, выстилающего ретракционный канал, лишена микротрихий, однако имеет небольшие выросты, содержащие секреторные вакуоли. Кроме типичного для них фибриллярного материала, вакуоли содержат прозрачные везикулы. Подобные везикулы, а также фрагменты мембран наблюдаются и в просвете ретракционного канала (при втянутом хоботке), и вблизи поверхности дистальной цитоплазмы тегумента, окружающего устье ретракционного канала.

Количество секрета в железе хоботкового влагалища *D. clavigera* может быть весьма различным. В отдельных случаях железистый синцитий заполнен многочисленными вакуолями, среди которых выделяются более темные ядра, окруженные узкой полоской цитоплазмы. Наблюдается и обратная си-

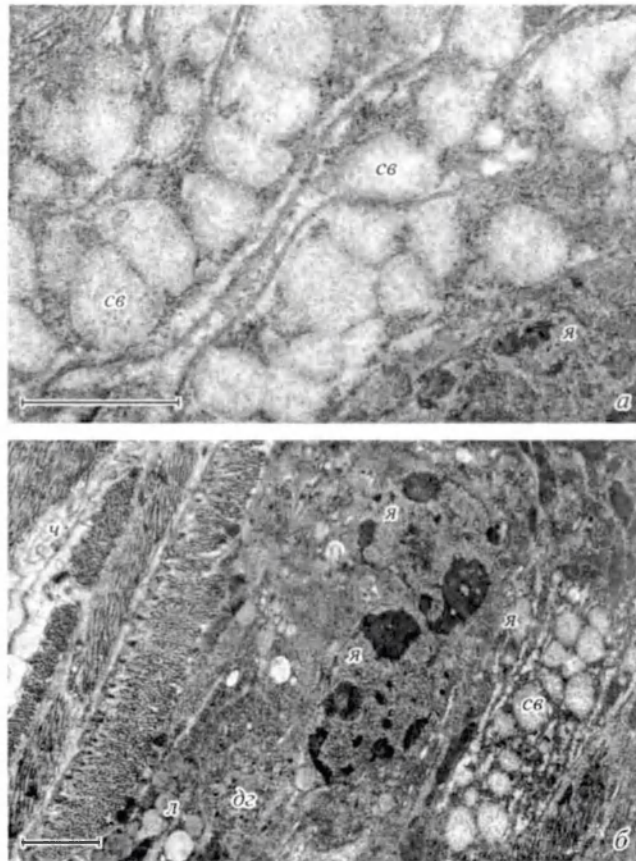


Рис. 2. Железа хоботкового влагалища *D. clavigera*.

a — секреторные вакуоли, *б* — участок железистого синцития с дисковидными гранулами. *дг* — дисковидные гранулы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Gland of the rostellar sheath of *Dichoanotaenia clavigera*.

туация, когда немногочисленные отростки с секретом располагаются в передней части железы, а основной объем хоботкового влагалища занят крупными перикарионами с плотной цитоплазмой. В таких случаях часть синцития, прилежащая к основанию хоботка, содержит секреторный продукт, близкий по морфологии к таковому обычных цитонов тегумента, расположенных за пределами хоботкового аппарата (рис. 2, *б*). Это дисковидные гранулы диаметром до 200—250 нм (тогда как основная масса дисковидных гранул в цитонах тегумента сколекса имеет диаметр 150—180 нм) и многочисленные удлиненные, круглые и овальные плотные тельца, которые, скорее всего, представляют собой срезы дисковидных телец в различных плоскостях.

Собственно хоботок *D. clavigera* имеет мощную мускульную оболочку, состоящую, как и стенка хоботкового влагалища, из внешней продольной и внутренней кольцевой мускулатуры, разделенных соединительнотканной пластинкой. В некоторых случаях отдельные продольные мускульные волокна прослеживаются и с внутренней стороны кольцевого слоя, но они не образуют единой оболочки. Если продольная мускулатура имеет типичное

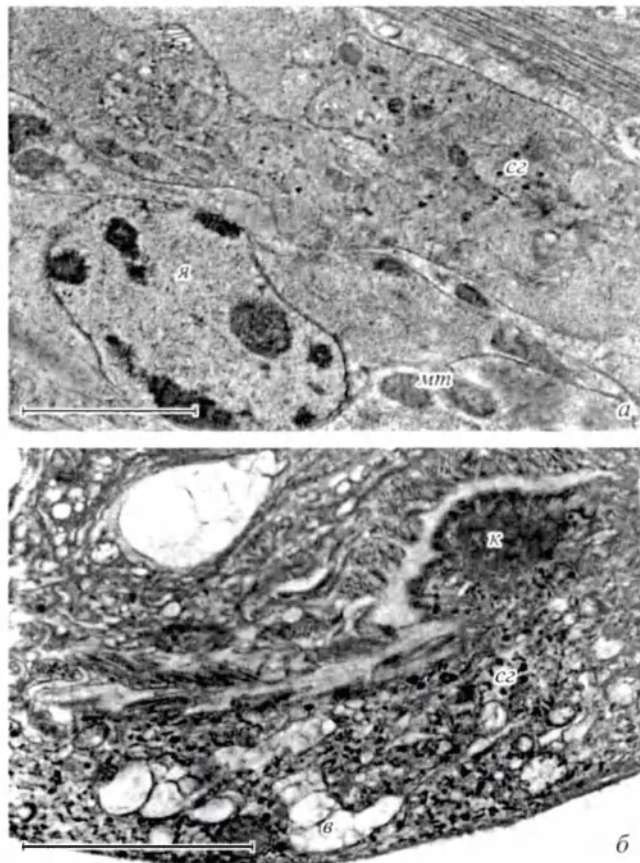


Рис. 3. Хоботок *D. clavigera*.

а — участок железы, *б* — тегумент хоботка. *в* — вакуоль, *к* — крючок, *сг* — секреторные гранулы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки — 2 мкм.

Fig. 3. Rostellum of *Dichoanotaenia clavigera*.

строение, то слой кольцевых мышц имеет организацию, сходную с описанной для *Sobolevicanthus* spp. (Корнева, Давыдов, 1998). То есть в пределах одного мышечного волокна под общей плазмалеммой располагаются до 8 (в нашем случае) миофибрилл, ориентированных перпендикулярно друг другу.

Кроме интересующих нас цитонов хоботковой железы (рис. 3, *а*), внутри мускульного мешка присутствуют немногочисленные нервные клетки и миоцитоны. Все типы клеток расположены весьма компактно и, по-видимому, образуют подобие цилиндра вокруг пучка нервных волокон, следующих от хоботкового ганглия в апикальную часть хоботка. Железистый синцитий хоботка сильно изрезан, большинство отростков плотно прилегает к перикарионам и нередко между ними формируются щелевые контакты. Такие же контакты имеются и между самими отростками. Отростки, связывающие железистый синцитий с дистальной цитоплазмой тегумента хоботка, проникают между отдельными мышечными пучками хоботковой стенки.

Секреторные гранулы имеют небольшие размеры (80—100 нм в диам.) и значительную плотность. Попадая в дистальную цитоплазму тегумента хо-

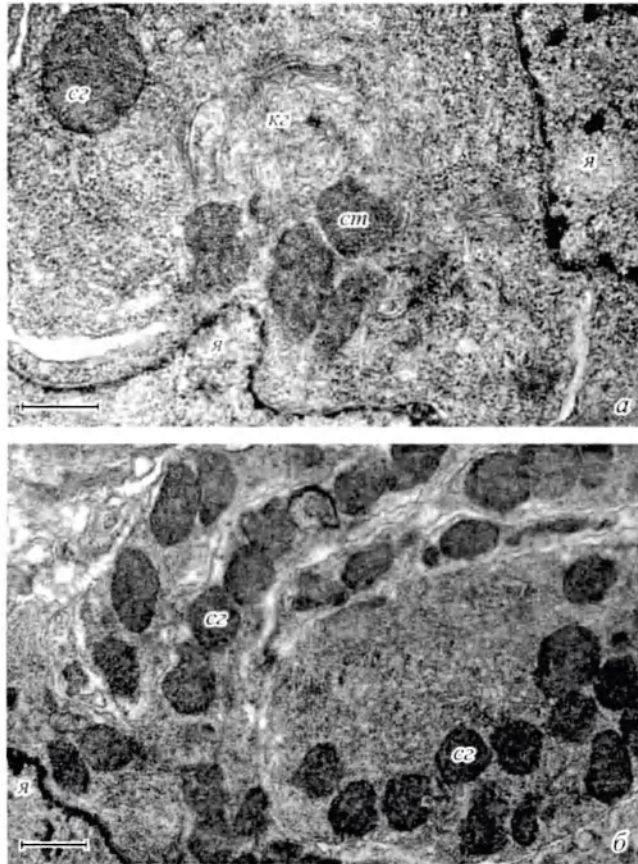


Рис. 4. Железа хоботкового влагалища *P. ciliata*.

а — формирование секреторных гранул в комплексе Гольджи, *б* — цепочки секреторных гранул в отростках железистого синцития. *кз* — комплекс Гольджи. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3. Масштабные линейки — 0.5 мкм.

Fig. 4. Gland of the rostellar sheath of *Platyscolex ciliata*.

ботка (рис. 3, *б*), секреторные включения несколько увеличиваются в размерах. Немногочисленные гранулы диаметром около 100 нм регистрируются в просвете ретракционного канала. Дистальная цитоплазма тегумента в апикальной части хоботка лишена микротрихий, имеет значительную толщину и сильно вакуолизирована. Размеры вакуолей растут по мере приближения к наружной мембране и возле нее достигают 1 мкм.

Platyscolex ciliata. Широкий сколекс цестоды с крупными округлыми присосками имеет характерные уплощенные очертания. Его ширина — 0.448—0.685 мм, размеры хоботкового влагалища 0.210×0.105 мм, хоботок рудиментарный (Spasskaya, 1962).

По нашим наблюдениям, хоботковое влагалище занимает незначительную (примерно 1/8) часть объема сколекса, а рудимент хоботка остается в полости ретракционного канала при любых изменениях формы рострума. На живых цестодах хорошо видно, что расположенный между присосками подвижный хоботообразный вырост является не хоботком, а рострумом. Крохотный рудиментарный хоботок плохо различим на дне ампуловидного

расширения ретракционного канала, которое на тотальных препаратах выглядит полостью в центре хоботкового влагалища.

В пределах хоботкового влагалища, кроме железистого синцития, обнаружены экскреторные каналы, парный нервный ганглий и миоцитоны. Перикарионы железистого синцития сильно изрезаны, так что железистая ткань пронизана сетью узких полостей. Форма ядер варьирует от овальной до угловатой, в центре располагается рыхлое ядрышко, скопления гетерохроматина мелкие и обычно прилежат к ядерной мембране. Гранулярный эндоплазматический ретикулум в перикарионах представлен короткими расширенными участками; в отростках — удлинёнными расширениями с содержащим более светлым, чем окружающая цитоплазма. Зоны Гольджи многочисленны, чаще встречаются в перикарионах.

В цитоплазме обнаружены многочисленные митохондрии длиной от 15 до 450 нм с продольными и радиальными кристами. Многие из них имеют следы деструктивных изменений — уменьшенное количество крист, неравномерное, а иногда концентрическое их расположение, нарушение наружной мембраны митохондрий. Регулярно наблюдаются липидные капли, которые, как правило, располагаются цепочкой возле цитоплазматической мембраны отростков.

Секреторные гранулы (рис. 4, а) имеют размеры от 200 до 600 нм. Очертания их могут быть четкими, с ясно различимой ограничивающей мембраной, или размытыми. Средняя плотность мелкогранулярного содержимого несколько выше, чем у прилежащей цитоплазмы, однако в целом ее можно охарактеризовать как умеренную; встречаются вариации плотности даже в пределах одной гранулы. Форма гранул также самая разнообразная. Больше всего угловатых гранул, однако встречаются и овальные, и бобовидные, и в виде широких колец с узкими отверстиями. Для удобства будем называть этот вид включений гранулами, не забывая, однако, о кольцевой структуре некоторых из них. Нередко секреторные гранулы располагаются рядами и цепочками (рис. 4, б), причем это наблюдается не только в узких отростках, где подобное расположение является вынужденным, но и в пределах обширных перикарионов. В последнем случае между соседними гранулами могут отсутствовать четкие границы, так что они выглядят слившимися. Гранулы, выстроенные в единый ряд, иногда имеют последовательно увеличивающиеся размеры. Частым является соседство секреторных гранул с митохондриями.

Начиная от дистальной цитоплазмы, покрывающей стенки ретракционного канала, и на некоторое расстояние в глубь железистого синцития можно наблюдать другой тип секреторных включений — светлые вакуоли с рыхлым мелкогранулярным или фибриллярным содержимым. Размеры их находятся в тех же пределах, что и у гранул. Картины слияния двух и более вакуолей наблюдаются чаще, чем это отмечено для гранул. Несмотря на частое соседство отростков, содержащих гранулы и вакуоли (рис. 5, а), мы не обнаружили перикарионов, производящих секреторные вакуоли.

Устье ретракционного канала *P. ciliata* покрыто тегументом, имеющим значительную толщину (до 3 мкм). Из включений отмечены палочковидные и гантелевидные тельца и светлые округлые вакуоли небольшого диаметра (около 250 нм) с хлопьевидным содержимым (рис. 5, б). Количество таких вакуолей наибольшее вокруг устья канала, а при вытянутом роstrуме — на его латеральной поверхности. Изредка в дистальной цитоплазме присутствуют мелкие вакуоли с многочисленными прозрачными везикулами. Везикулы, сходные по размерам и внешнему виду, наблюдаются в небольшом количестве с внешней стороны микротрихального бордюра.

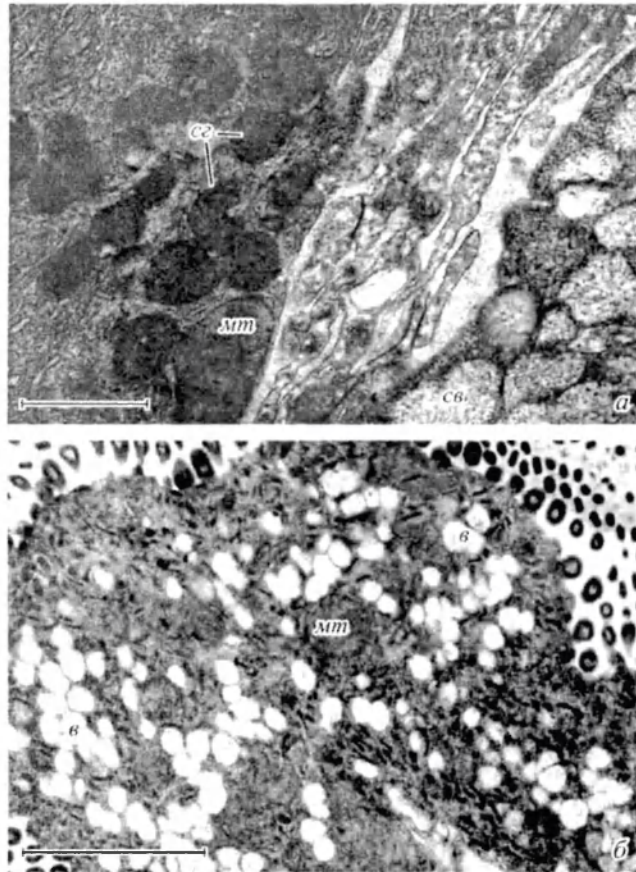


Рис. 5. Железа хоботкового влагалища и тегумент рострума *P. ciliata*.
 а — железа хоботкового влагалища: два типа секрета, б — светлые вакуоли в тегументе рострума. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3. Масштабные линейки — 0,8 мкм.

Fig. 5. Gland of the rostellar sheath and tegument of the rostrum of *Platyscolex ciliata*.

Дистальная цитоплазма стенок ретракционного канала сильно изрезана, цитоплазматические отростки имеют причудливые очертания (рис. 6, а) и значительную длину, иногда достигают противоположной стенки канала. В просвете канала наблюдаются многочисленные фрагменты мембран и множество везикул.

В нижней части ретракционного канала (рис. 6, б) дистальная цитоплазма тегумента имеет почти гладкую поверхность. Сразу под ограничивающей мембраной располагаются отложения электронно-плотного материала, далее следует массивное скопление вакуолей с мелкогранулярным содержимым. Просвет канала на этом уровне заполнен почти исключительно везикулами разных размеров с некоторой долей концентрических мембранных профилей.

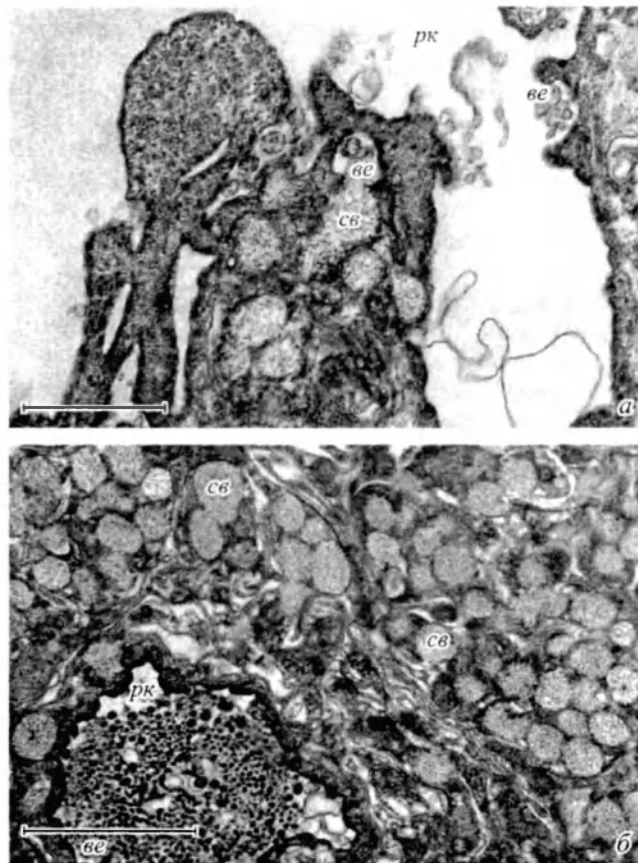


Рис. 6. Выведение секрета железы у хоботкового влагалища в полость ретракционного канала у *P. ciliata*.

a — в средней части канала, *б* — в базальной части. *ve* — везикулы, *pk* — ретракционный канал. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3. Масштабные линейки — 0.5 мкм.

Fig. 6. Excretion of the gland of rostellar sheath into the cavity of retraction channel of *Platyscolex ciliata*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Общий план строения железистого аппарата у *D. clavigera* и *P. ciliata* в целом соответствует таковому у ранее описанных гименолепидат. Однако детали строения желез, и в особенности морфология секрета, имеют свои отличия у представителей обоих видов. Поскольку основной объем хоботка и хоботкового влагалища занимает железистый синцитий, а величина хоботкового влагалища прямо зависит от степени развития хоботка, то можно сказать, что цестоды с развитым вооруженным хоботком имеют развитый железистый аппарат.

Хоботок *D. clavigera*, несмотря на свои удлинённые очертания, вмещает кроме нервных и мышечных элементов, компактный железистый синцитий, производящий мелкие плотные гранулы. Железа хоботкового влагалища этих цестод вырабатывает совсем другой тип секрета — вакуоли с фибриллярным содержимым. Ситуации, когда железы хоботка и хоботкового влага-

лица производят разные типы секрета, уже описаны в литературе (Stoitsova et al., 1997; Поспехова, Поспехов, 1998), но секрет хоботковой железы в таких случаях обычно напоминает таковой железы хоботкового влагалища, либо типичные для тегумента цестод секреторные включения, как это было отмечено у цестоды *Diorchis stefanskii* (Поспехова, Поспехов, 1998). В случае *D. clavigera* секрет хоботковой железы резко отличается от включений цитонов тегумента сколекса, которые секретируют типичные дисковидные тельца.

Секрет железы хоботка поступает в дистальную цитоплазму тегумента хоботка, где в большом количестве регистрируются мелкие гранулы и вакуоли разного диаметра. Присутствие многочисленных вакуолей рассматривается некоторыми авторами, как признак интенсивной секреции (Stoitsova et al., 1997). Поскольку за пределами хоботка обнаруживаются лишь отдельные мелкие гранулы, то можно предположить, что выведение мелких гранул из тегумента осуществляется путем экзоцитоза. Выделение одиночных гранул в просвет переднего канала отмечено у *Hymenolepis diminuta* (Specian, Lumsden, 1980). Стенки переднего канала этой цестоды лишены микротрихий, что свойственно участкам тегумента цестод, специализированным для выведения секрета хоботковых желез.

Секрет железы хоботкового влагалища и *D. clavigera*, и *P. ciliata* отличается от ранее описанных типов секрета своей структурой. Для него характерны: сложная организация, малая плотность содержимого, способность секреторных вакуолей образовывать цепочки.

Железа хоботкового влагалища *D. clavigera* демонстрирует значительные вариации количества секрета, которые могут быть связаны как с физиологическим состоянием конкретного паразита, так и с особенностями конкретного хозяина. Когда количество основного секрета в железистом синцитии невелико, тогда участок синцития, прилежащий к стенке хоботка, производит дисковидные тельца, характерные для обычных цитонов тегумента. Происходит ли смена продуцируемого секрета периодически, или типичные дисковидные тельца синтезируются постоянно, только бывают менее заметны среди многочисленных секреторных вакуолей — это предстоит выяснять в дальнейшем. Совместное нахождение в одном цитоплазматическом отростке типичных дисковидных телец и секреторных телец хоботковой железы *Vitta riparia* дало основание предположить, что отростки цитонов тегумента и железистый синцитий «могут объединять свое содержимое» (may merge their contents), а тегументальные и железистые перикарионы — объединяться в более сложный синцитий (Stoitsova et al., 1997). По нашему мнению, модифицированные цитоны тегумента формируют в пределах хоботка и/или хоботкового влагалища единый железистый синцитий, который производит как специфический для данного вида секрет, так и осуществляет синтез секрета, необходимого для текущих нужд хоботкового тегумента.

Секрет железы хоботкового влагалища *D. clavigera* и *P. ciliata* напоминает своей малой плотностью и структурой содержимого слизистые секреты железистых эпителиев беспозвоночных и позвоночных животных (Заварзин, 1976). Возможно, это не случайное совпадение, поскольку секрет желез некоторых низших цестод представляет собой белково-углеводный комплекс, состоящий из гликопротеинов, полисахаридная часть которых содержит остатки сиаловых кислот (Давыдов, Микряков, 1988), а хоботковые железы 3 дилепидид (Stoitsova et al., 1997) производят секрет, демонстрирующий присутствие гликопротеинов.

Ретракционный канал *P. ciliata* служит местом выведения секрета железы хоботкового влагалища, и в этом качестве выполняет функцию апикального

железистого органа — переднего канала, или апикальной ямки, которые описаны у цестод с редуцированными хоботками (Specian, Lumsden, 1980). При изучении строения железы хоботкового влагалища *P. ciliata* мы столкнулись с неожиданной ситуацией: оказалось, что в перикарионах производится 1 секрет, гранулы и кольцевидные структуры с содержимым умеренной плотности, а выделяется в полость ретракционного канала совсем другой: вакуоли и везикулы. Поскольку мы не обнаружили ни одного перикариона, производящего такой тип секрета, можно предположить, что секреторные вакуоли представляют собой видоизмененные гранулы, т. е. имеет место созревание секрета. Не исключено, что разные участки железистого синцития производят морфологически различные продукты, как это происходит в клетках слюнных желез двукрылых (Phillips, Swift, 1965), и мы просто не обнаружили этих участков. Возможно также, и нам кажется, что это последнее предположение наиболее отвечает современным представлениям о деятельности аппарата Гольджи (Ченцов, 2005), что синтез одного секрета (например, более плотных включений) является постоянным, а другой секрет (например, светлые тельца) производится лишь в ответ на определенные сигналы, и следовательно, в данной ситуации мы видим результат уже завершившегося процесса.

Содержимое секреторных вакуолей выводится не только в полость ретракционного канала, который при вытянутом роструме отчасти становится его наружной стенкой, но и (в меньшей степени) с апикальной поверхности тегумента сколекса, которая контактирует со слизистой кишечника при втянутом роструме. В обоих случаях секрет железы хоботкового влагалища выделяется в зону контакта паразита и хозяина и, следовательно, принимает участие в реализации паразито-хозяинных отношений. Надо сказать, что специальные зоны выделения секрета желез присутствуют у многих изученных цестод. И если секрет железы собственно хоботка транспортируется в дистальную цитоплазму тегумента хоботка (как правило, лишенную микротрихий), а потом выделяется мерокриновым, либо микроапокриновым путем, то для секрета железы хоботкового влагалища описано несколько зон выведения. При наличии развитого хоботка секрет железы хоботкового влагалища может выделяться в полость специальной складки, которая либо располагается в передней части хоботкового влагалища (Stoitsova et al., 1997), либо кольцом окружает ретракционный канал (Давыдов и др., 1990). В первом случае тегумент складки лишен микротрихий, во втором — они присутствуют. На самом деле «специальная складка» в передней части хоботкового влагалища представляет собой часть пробоскуса, чьи стенки при втянутом хоботке образуют полость ретракционного канала. А вот кольцевая складка вокруг отверстия ретракционного канала у *G. dogieli* — это образование стабильное, не зависящее от движений сколекса или хоботка.

Если хоботок редуцирован, то выведение секрета, как правило, связано с тегументом переднего канала, расположенного на месте редуцированного хоботка. В случае *P. ciliata* выведение секрета осуществляется микроапокриновым путем из тегумента ретракционного канала, который, как и передний канал *H. diminuta*, лишен микротрихий.

Секрет железы хоботкового влагалища эксцистированной личинки *P. ciliata* представляет собой узкие кольцевидные структуры малой электронной плотности. Они выделяются вместе с участками дистальной цитоплазмы тегумента в нижней трети ретракционного (в оригинале «инвагинационного») канала, тогда как верхняя часть и устье ретракционного канала содержат включения, типичные для цитонов тегумента (Краснощеков, Плужников,

1981). У взрослой цестоды железа хоботкового влагалища производит более плотный секрет, однако морфологический тип секрета (кольцевая структура) сохраняется прежним. Только у личинок это узкие кольца с широким отверстием, у взрослых — широкие кольца с узким отверстием. Эксцистированная личинка имеет полностью сформированную дефинитивную часть — сколекс и шейку, поэтому различия морфологии секреторного продукта и места его выведения у половозрелой цестоды можно считать следствием перехода (и адаптации, связанной с этим переходом) от промежуточного хозяина к постоянному. Кроме того, характер секрета хоботковых желез может меняться и у ленточных форм цестод разного возраста (Specian, Lumsden, 1980; Поспехова и др., 1988).

Все ранее изученные представители гименолепидат, а также цестоды *P. ciliata* и *D. clavigera* имеют железы, расположенные в хоботке (при его наличии) и хоботковом влагалище. В этой связи представляется не очень удачной терминология Бона (Bona, 1994), который выделяет «мышечный» (muscular), «железистый» (glandular) и «мышечно-железистый» (musculo-glandular) типы хоботковых аппаратов. Разумеется, мышечные стенки хоботка и хоботкового влагалища могут быть развиты в разной степени, хоботок может иметь различную форму, либо отсутствовать, но железистые элементы присутствуют в любом случае. Вероятно, термин «железистый» применялся к тем хоботковым аппаратам, железы которых на момент исследования были хорошо заметны — например, содержали значительное количество секрета. Во всяком случае, хоботковые железы являются непременным составляющим хоботкового аппарата гименолепидат и потому, на наш взгляд, их наличие не может рассматриваться в качестве систематического признака.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовом содействии президиума ДВО РАН (проект № 05-III-A-06-178) и РФФИ—ДВО РАН «Дальний Восток» (проект № 06-04-96027).

Список литературы

- Гинецинская Т. А., Наумов Д. В. К гельминтофауне некоторых видов куликов Белого моря // Сборник работ по гельминтологии к 80-летию академика К. И. Скрябина. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 99—108.
- Давыдов В. Г., Микряков В. Р. Экспериментальное изучение функциональной роли фронтальных желез у *Eubothrium rugosum* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Биол. внутр. вод. Л., 1986. № 70. С. 55—59.
- Давыдов В. Г., Микряков В. Р. Адаптивные структуры тела некоторых цестод, связанные с защитой паразитов от влияния организма хозяев // Тр. ГЕЛ АН СССР. 1988. Т. 36. С. 88—100.
- Давыдов В. Г., Поспехова Н. А., Юрлова Н. И. Ультраструктурная организация сколекса и покровов стробилы *Gastrotaenia dogieli* (Cestoda : Hymenolepididae) // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 3. С. 207—215.
- Заварзин А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л.: Наука, 1976. 411 с.
- Корнева Ж. В., Давыдов В. Г. Уникальная модификация гладкой мускулатуры у цестоды *Sobolevicanthus* sp. // Цитология. 1998. Т. 40, № 1. С. 10—13.
- Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура тегумента эксцистированных личинок *Platyscolex ciliata* (Cestoda : Dilepididae) // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 2. С. 118—125.

- Матевосян Е. М. Дилепидоидея — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 3. 687 с.
- Поспехова Н. А., Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Железистый аппарат хоботка *Dilepis undula* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 1. С. 14—20.
- Поспехова Н. А., Поспехов В. В. Ультраструктура сколекса *Diorchis stefanskii* (Cestoda : Hymenolepididae). Хоботковая железа // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 538—543.
- Спасская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц Тувы. Кишинев: Штиинца, 1971. 252 с.
- Спасский А. А. Хоботковый аппарат цепней и типы его строения // Изв. АН Молд. ССР. Сер. биол. и хим. наук. 1986. № 1. С. 51—54.
- Томиловская Н. С. Цестоды семейства Dilepididae Furmann, 1907 от куликов Чаунской низменности (северо-запад Чукотки) // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 4—28.
- Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию. М.: Академкнига, 2005. 495 с.
- Bona F. V. Family Dilepididae Railliet et Henry // Keys to the cestode parasites of vertebrates / Ed. by L. F. Khalil, A. Jones, R. A. Bray. Wallingford: CAB International, 1994. P. 443—554.
- Kuperman B. I., Davydov V. G. The fine structure of frontal glands in adult cestodes // Int. Journ. Parasitol. 1982. Vol. 12, N 4. P. 285—293.
- Phillips D. M., Swift H. Cytoplasmic fine structure of *Sciara* salivary glands // Journ. Cell Biology. 1965. N 27. P. 395—409.
- Spasskaya L. P. Genus *Platyscolex*, gen. nov. (Cestoda : Dilepididae) // Acta veterinaria Acad. Scient. Hungaricae. 1962. Vol. 12, N 2. P. 207—211.
- Specian R. D., Lumsden R. D. The microanatomy and fine structure of the rostellum of *Hymenolepis diminuta* // Z. Parasitenk. 1980. Bd 63. P. 71—88.
- Stoitsova S. R., Georgiev B. B., Dacheva R. B., Vinarova M. I. Scolex glands associated with the rostellum in three species of the Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidae) // Acta Zoologica (Stockholm). 1997. Vol. 78, N 3. P. 187—193.

ROSTELLAR GLANDS IN TWO CESTODES OF THE FAMILY DILEPIDIDAE

N. A. Pospekhova

Key words: Cestoda, ultrastructure, rostellar glands, glandular secret morphology.

SUMMARY

Fine structure of rostellar glands has been studied in two cestode species different from one another by the level of rostellum development. Secretion of the rostellar glands and rostellar sheath of *Dichoanotaenia clavigera* are characterized by different morphology, as well as different sites and ways of secretion. In *Platyscolex ciliata* morphological differences of the secretion of the rostellar sheath gland in the sites of synthesis and excretion were revealed. Possible causes of the morphologically different types of secretion in the rostellar glands of cestodes are discussed.